Von den offenen Grenzen lebender Systeme: Individualität in biologischer Sicht

G.S. LEVIT, J. SCHOLZ, J. KAHLE & G. LIEBEZEIT

Abstract: Defining the individual is basic to evolutionary biology and selection theory. On the other hand, there is still no universal scientific concept of biological individuality. This is because there are no final answers possible to the question "what is an individual?" For example, the individuality of some colonies can be more pronounced than the individuality of some single "organisms". Bryozoans are a group of colonial animals well suited for the study of individuality either at colony or at colony module level. The degree of individuality determines which biological entity can function as an interactor in selection. Bryozoans may also show that the biological hierarchies of organisms, colonies, or populations are hard to define.

The proper theory of biological individuality should propose the universal criteria of individuality for any given biological object (levels of organisation), and thus provide suitable answers to the question: Which degrees of individuality constitutes the "individual"? In this context, we discuss some advanced concepts in theoretical biology championed by GHISELIN and HULL, suggesting that species are individuals rather than classes consisting of individuals.

Key words: Individuality, coloniality, Bryozoa.

Einleitung

Die Individualität als ein schwer zu fassendes biologisches Problem wurde bereits in der ersten Hälfte des 20. Jahrhunderts von einigen führenden Biologen ihrer Zeit wie zum Beispiel Hans DRIESCH (1867-1941), Boris M. KOZO-POLJANSKIJ (1890-1957) und Vladimir BEKLEMISHEV (1890-1962) erkannt und erörtert. Schon damals ging es meistens um die Umformulierung des traditionellen Organismus-Begriffes sowie um eine Revision des klassischen Darwinismus, eine Aufgabe, die durch die Entdeckung der Symbiogenese und des „Grundlegenden Biogenetischen Gesetzes" erleichtert wurde (LEVIT & KRUMBEIN 2001, 2006). Zu Beginn des 20. Jahrhunderts galt nämlich die darwinistische Selektionstheorie nur als eine der mehr oder weniger plausiblen Vorstellungen über den Mechanismus der Evolution (JUNKER & HOßFELD 2001). Mit der endgültigen Etablierung der Synthetischen Evolutionstheorie als der modernisierten Form des Darwinismus in den 1930er-40er Jahren traten die Alternativtheorien jedoch zunehmend in den Hintergrund und fristeten schließlich ein Schattendasein. Da dem Versuch, eine widerspruchslose Revision des Darwinismus zu erreichen, zunächst kein dauerhafter Erfolg beschieden war, sind auch die historischen Debatten zur biologischen Individualität weitgehend der Vergessenheit anheim gefallen.

Seit etwa 30 Jahren erlebt die Diskussion des Individualitätsproblems aber eine kleine Renaissance. Es wird allmählich zu einem anerkannten Forschungsgebiet innerhalb der theoretischen Biologie und Wissenschaftsphilosophie. Die derzeitige Debatte lässt sich dabei in drei unterschiedliche Themenbereiche untergliedern. Die wohl größte Aufmerksamkeit kommt dem Thema „Spezies als Individuum" zu. Die Diskussion hierüber wurde in den 1970er Jahren von Michael GHISELIN und David HULL initiiert. Sie stellten die These auf, dass eine biologische Spezies ein Individuum sei, deren Exemplare nicht als Beispiel für diese Spezies, sondern als deren Teile zu gelten haben. Mit einer zweiten Richtung wird der Versuch unternommen, die Gesetzmäßigkeiten der Individualitätsentwicklung im Laufe der Evolution zu beschreiben. Der dritte Forschungsschwerpunkt geht der Frage nach, ob und wie verschiedene Biosysteme (Individuen, Organismen, Kolonien) auch unterschiedliche Individualitätsgrade aufweisen.

In unserem Beitrag werden wir uns hauptsächlich auf das Problem „Spezies als Individuen" konzentrieren und dabei den Versuch unternehmen, zu zeigen, dass ohne eine universell anwendbare Individualitätstheorie ein bedeutender Fortschritt in der Individualitätsforschung unmöglich ist. Eine solche Theorie sollte diesen Umstand beheben, auf jedes beliebige Biosystem anwendbar und gegen verschiedene Individualitätsgrade der jeweiligen Biosysteme empfindlich sein. Wir wer-

Denisia **20**,
zugleich Kataloge der oberösterreichischen Landesmuseen
Neue Serie **66** (2007): 49–58



Abb. 1: Eine abgestorbene Koralle wird von Bryozoen besiedelt. Bei den kleineren Kolonien mit rundlichem Umriss handelt es sich um hochintegrierte (= auf der Ebene der Kolonie individualisierte) Arten der Gattungen *Rhynchozoon* und *Disporella*. Dagegen ist die größere, flächig wachsende Art eine Kolonie der Gattung *Fenestrulina* (rechter Bildrand). Sie ist vergleichsweise schwach integriert (= vergleichsweise stärker auf der Ebene der Koloniemodule/Zooide individualisiert), was auf der Abbildung unter anderem daran kenntlich ist, dass am Wachstumsrand regulär ausgebildete Einzelwesen (Zooide) erscheinen, die stets ein gleiches Äußeres zeigen. Hingegen weisen hochintegrierte Kolonien häufig einen besonders modifizierten, schwach verkalkten Wachstumsrand auf, der in Situationen der Raumkonkurrenz auch aufgestellt werden kann. Dies geschieht durch koordiniertes Wachstum der gesamten Kolonie. Der Wachstumsrand kann also nicht mehr einem einzelnen Mutterzooid zugeordnet werden. Lokalität: Mahalo, Leyte, Philippinen, Foto: Sven Tränkner, Frankfurt.

den Beispiele liefern, die zeigen, dass diese zunächst rein theoretische Annäherung in bestimmten Gebieten der Biologie praktischen Nutzen haben könnte.

Spezies als Individuum

Bei nur flüchtiger Betrachtung mag die Ausdrucksweise „Spezies als Individuum" etwas seltsam klingen. Schon in der Schulzeit haben wir uns angewöhnt, Spezies als Klassen und Organismen als Mitglieder dieser Klassen aufzufassen. Ein solches Denken ist im Alltag fest verwurzelt. Es gibt Kraftfahrzeuge, mit denen man fährt, und es gibt ‚Autos' als abstrakte Bezeichnung für eine Klasse, die Autos auf der ganzen Welt repräsentiert und der alle einzelnen Autos angehören.

Und so ist es trügerisch einfach, in diesem Sinne auch bei biologischen Arten zu argumentieren. So könnten wir, um ein willkürliches Beispiel zu wählen, über Katzen behaupten: Die „Katzen" (Felidae) repräsentieren eine „Klasse" im Sprachgebrauch der Philosophie beziehungsweise eine Familie im „natürlichen System" der Taxonomie und alle Einzelkatzen sind Mitglieder dieser Klasse (Familie).

Eine Parallele zwischen alltäglichem Denken und taxonomischem System ist außerdem dadurch gegeben, dass der Umfang der Gruppen und ihrer Mitglieder in Zeit und Raum schwankt. Es werden immer wieder Autos produziert und sie zerfallen auch wieder. Katzen sterben oder pflanzen sich fort. In geologischen Zeiträumen entstehen neue Arten, deren Einzelwesen sich mehren oder aber im Laufe der Zeit abnehmen, wenn die Sterbe- die Reproduktionsrate übersteigt. Kurzum: Das taxonomische System zur Klassifikation der Lebewesen ist der uns alltäglichen Vorstellung entnommen: die Spezies ist eine „Klasse" und die Organismen, die diese Klasse repräsentieren, sind Individuen. Die biologische Spezies wird im Gegensatz zum Organismus nicht als Individuum betrachtet.

Doch eben diese „Vor"-Urteilung haben GHISELIN und HULL in einer Reihe von Veröffentlichungen (HULL 1976, 1978, GHISELIN 1974, 1987, 1997) zur Disposition gestellt. Sie postulieren, dass biologische Arten keine Klasse, sondern ein Ganzes sind, als dessen Teile Organismen bezeichnet werden können. Folgt man ihrer Wortwahl, so ist die Spezies keine Klasse, sondern ein Individuum. Dabei wird „Individuum" als eine Entität definiert, die über eine raumzeitliche Kontinuität verfügt und einen Beginn und ein Ende hat, die darüber hinaus gut organisiert und von der Außenwelt abgegrenzt ist. Dabei können nicht nur Lebewesen als Individuen bezeichnet werden, sondern auch Teile der unbelebten Natur wie zum Beispiel Atome und Planeten. Dieser Linie folgend baut GHISELIN (1987: 49) seine Argumentation aus und, basierend auf Analogien (Planeten, Gesellschaften, Personen, Firmen usw.) beschreibt die fünf Hauptmerkmale eines Individuums: (1) „Beispiellosigkeit" (Klassen haben Beispiele, Individuen dagegen sind einmalig); (2) raum-zeitliche Begrenzung; (3) Gegenständlichkeit (im Gegensatz zum abstrakten Charakter einer Klasse); (4) Gesetze, die auf Klassen anwendbar sind, nicht aber auf die Individuen als solche; (5) Ein Individuum kann nicht durch die Mitgliedschaft in einer Klasse definiert werden oder, in anderen Worten: es hat ontologische Priorität allen möglichen Klassen gegenüber.

HULL (1977) baut seine Argumentation anders auf. Er geht davon aus, dass Organismen als paradigmatische Individuen angesehen werden können, denn keiner bezweifelt, dass Organismen Individuen sind. Wenn man nachweisen kann, dass Spezies den Organismen in ihren Eigenschaften ähneln, dann ist darüber hinaus auch ein Nachweis erfolgt, dass sie als Individuen bezeichnet werden können.

Die Art als solche ist räumlich und zeitlich einheitlich und kontinuierlich. Kontinuität betrifft die Raumzeit, worin die Spezies ihren Platz hat. Sie ist keineswegs eine statische Charakteristik: wie die Zellen eines Organismus unterliegen auch die Organismen einer Spezies dem Erneuerungsprozess. Gleich den Organismen sind die biologischen Arten integriert und können verschiedene Stufen der Integration aufweisen (Abb. 1). Sie unterliegen darüber hinaus auch dem Vererbungsprinzip, welches besagt, dass neu erworbene Qualitäten auch weitergegeben werden. Die Vererbungskette bleibt real und ununterbrochen. Wenn demzufolge Gene die Teile einer Zelle und Zellen die Teile eines Organismus sind und wenn ein Organismus einer Verwandtengruppe (kin group) angehört, warum sollte diese Kette dann unvermittelt ab einem Niveau oberhalb der Population unterbrochen werden?

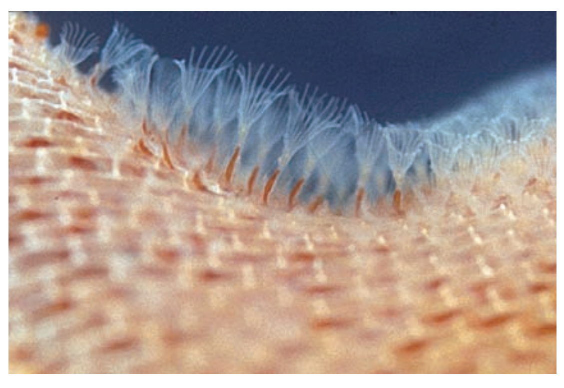


Abb. 2: Tentakelkränze der Bryozoen-Einzelwesen (Zooide). Der Cilien-generierte und kolonieweit koordinierte Partikelstrom (Wasserpumpe) ist ein wichtiger Gradmesser für die Integration der Bryozoen-Gesamtkolonie. Illustriert ist die Art *Membranipora serrilamella* (OSBURN 1950). Foto: Shunsuke F. Mawatari, Sapporo, Japan.

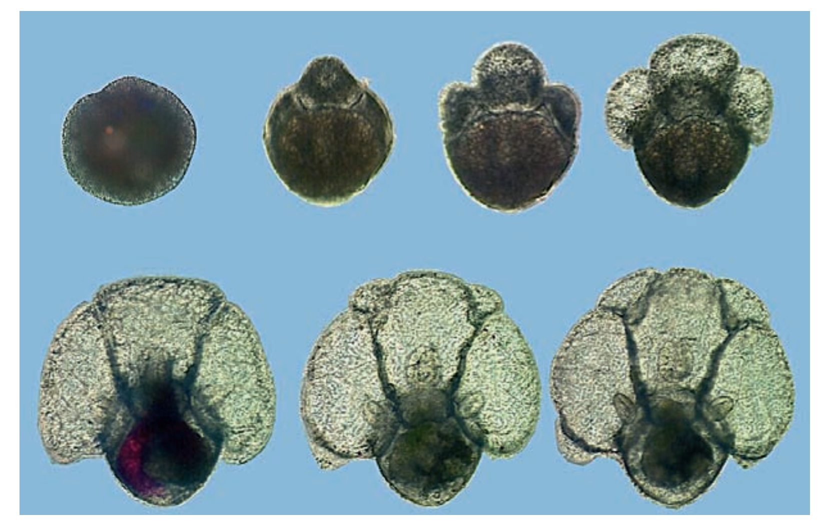


Abb. 3: Eine sich unmittelbar nach der Ansiedlung durch asexuelle Knospung ausbreitende Kolonie von *Flustra foliacea* (LINNAEUS 1758).

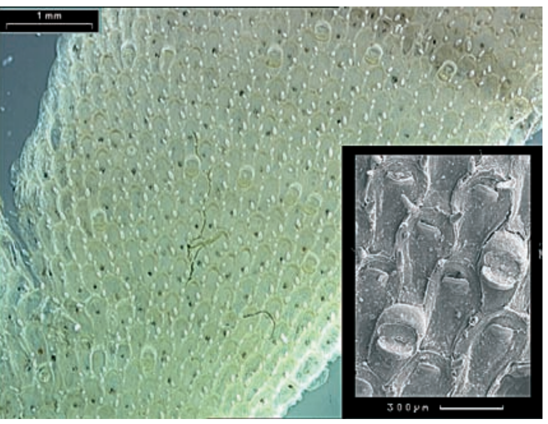


Abb. 4: *Flustra foliacea*: Kolonieoberfläche mit „vikariierenden" Avikularien (Avikularien, die ein reguläres Einzelwesen/Zooid räumlich ersetzen). Ihre Funktion für die Kolonie ist noch nicht geklärt. Die wohl geläufigste Erklärung, dass die zangenartigen Mandibeln der Avikularien der Abwehr von Freßfeinden dienten, greift sicher nicht weit genug. Avikularien zeigen, wie sehr die Koloniebausteine in Morphologie und Funktion differenzieren. Ausschnittsvergrößerung: Rasterelektronenmikroskopische Darstellung zweier Avikularien inmitten regulärer Zooide. Letztere tragen meistens zwei kurze, dicke Stacheln.



Abb. 5: Divergierender Wachstumsrand einer *Flustra foliacea*, der zur Verzweigung der Kolonie führen wird. Dies ist ein weiteres Beispiel der hohen Integration, wie sie bei den Kolonien vieler Bryozoen-Arten anhand des koordinierten Wachstums ihrer Einzelwesen zu beobachten ist.

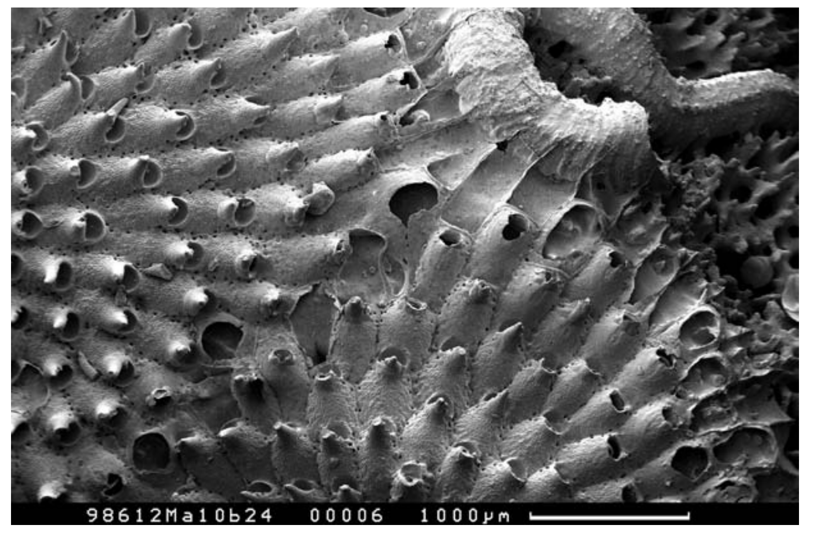


Abb. 6: Bryozoenkolonien spalten sich nicht nur häufig auf (Abbildung 4), sondern können mitunter auch fusionieren. Auf dieser abgestorbenen Koralle aus der Riffregion Cebu/Philippinen verschmelzen zwei Kolonien der Art *Celleporaria trifurcata* (SCHOLZ 1991). Beim Aufeinandertreffen werden gemeinsame Zooide gebildet, die weder der einen noch der anderen Kolonie zugeordnet werden können. Das gleiche trifft für den gemeinsamen Wachstumsrand beider Kolonien zu. Zwischen den biologischen Hierarchien von Kolonie und Population zu unterscheiden ist in diesem Beispiel unmöglich. Foto: Sven Tränkner, Frankfurt.

Wenn andererseits der Versuch unternommen wird, die Spezies als eine Klasse zu beschreiben, wird man mit unüberwindbaren Schwierigkeiten zu rechnen haben. Schließlich soll eine Klasse Wesenszüge besitzen, die alle Mitglieder an jedem Punkt im Raumzeit-Kontinuum charakterisiert. Doch gerade dies stimmt für Spezies nicht, da sie bekanntlich dem Wandel durch Evolution unterliegen. So wird von HULL (1977) eine Spezies als Individuum definiert und dies soll biologische Arten von höheren Taxa unterscheiden.

Die Publikationen von GHISELIN und HULL erwiesen sich in der Folgezeit als einflussreich. Die Mehrheit der Theoretiker schloss sich ihrer Auffassung an, Arten seien keine „Klassen", sondern konkrete „Individuen" (MAHNER 2005). Was sind die Auswirkungen? Wie fast alle großen Fragen der theoretischen Biologie erfährt auch das Spezies-Problem ihre Relevanz durch die Auswirkungen auf die Evolutionstheorie.

Zum einen hat man damit den von Ernst Mayr vorgeschlagenen Artbegriff, der eine zentrale Rolle in der Synthetischen Theorie der Evolution spielt, ontologisch untermauert (GHISELIN 1997: 98). Zum anderen sind Spezies zugleich auch Evolutions- beziehungsweise Selektionseinheiten, wenn man sie als Individuen auffasst. Mit anderen Worten: das Spezies-als-Individuum-Problem ist in eine Schlüsselposition gerückt, wenn es um die Frage geht, ob eine natürliche Selektion auf höheren als auf populationshierarchischen Ebenen denkbar wäre. Damit ist auch die Frage verbunden, ob man auch die anderen natürlichen und hierarchisch organisierten biologischen Einheiten – also Kolonie, Population, Spezies, Gemeinschaft oder sogar Ökosystem - in einer Individualitätstheorie umfassen kann.

Der heute das Meinungsbild beherrschende synthetische Darwinismus versteht die Evolution als zweistufigen Prozess im Sinne eines Zeitpfeiles. Damit eine Evolution stattfinden kann, müssen sich die evolutionierenden Einheiten zunächst replizieren und danach aufgrund von Interaktionen mit der Umwelt selektiert werden. Die Grundlage für die moderne Theorie einer hierarchischen Selektion wird dadurch geschaffen, dass die klassische Genotyp-Phänotyp-Dichotomie durch eine neue Dichotomie „Replikator-Interaktor" ersetzt wird. Den Terminus ‚Replikator' schlug DAWKINS (1978) vor. „Ein Replikator ist jedes Gebilde im Universum, von dem Kopien hergestellt werden. Ein DNA-Molekül ist ein gutes Beispiel, wir lassen aber die Frage offen, ob die höheren Einheiten ebenfalls als Beispiele dienen können" (DAWKINS 1988).

HULL hat sich darauf festgelegt, dass die Strukturen, die umfassender als das Genom sind, sich ebenfalls als Replikatoren erweisen können. Beispielsweise können sich insbesondere Koloniebildner, die sich asexuell fortpflanzen, als Ganzes replizieren. Gut integrierte Kolonien können daher auch als Replikatoren dienen: in einigen Fällen haben Kolonien dabei alle wesentlichen Merkmale von Einzelwesen (HULL 1980). Dass Strukturen, die in der Hierarchie höher als Kolonien stehen, ebenfalls als Replikatoren dienen können, bezweifelt HULL. Er stellt also fest, dass die Replikation am unteren Niveau der organisatorischen Hierarchie und hier für gewöhnlich auf der Ebene der Gene stattfindet. Mitunter wird die Ebene der Organismen und möglicherweise wie bereits erwähnt auch noch diejenige der Kolonien erreicht, aber nur sehr selten wird Replikation

bei übergeordneten und komplexeren Organisationsformen festgestellt.

Ganz anders sieht die Situation bei den Interaktoren aus. Interaktoren sind die Entitäten, die für ihr Überleben und für das Überleben der Replikatoren dadurch sorgen, dass sie als Ganzes mit der Umwelt in Wechselwirkung treten (HULL 1980). Die Interaktoren können sicherlich auf der Ebene der Kolonien repräsentiert werden. Aber auch höhere hierarchische Ebenen sind dabei nicht ausgeschlossen. Die Grunddefinition besagt, dass die Interaktoren mit der Umwelt nicht als Teile der größeren Einheiten zusammenwirken, sondern als fest zusammenhängendes Ganzes.

HULL schließt nicht aus, dass Spezies und sogar noch umfangreichere Organisationseinheiten wie Gemeinschaften und Ökosysteme als Interaktoren, wenn auch nicht als Replikatoren funktionieren können.

Ein Ende der durch die Publikationen von GHISELIN und HULL ausgelösten Kontroverse ist nicht zu sehen. Steven Jay GOULD und Elisabeth LLOYD stellen die gleiche Fragen aufs Neue: (a) Sind Arten Individuen im Sinne Darwins?; (b) Erzeugt die Evolution auf der Ebene der Spezies-Interaktoren Anpassungen und wenn ja, wie häufig? (GOULD & LLOYD 1999, GOULD 2002). Die Autoren versuchen, die beiden Fragen zu beantworten und stützen sich dabei auf die revidierte Theorie der biologischen Individualität.

Die erste Frage wird zustimmend beantwortet. Nun hatten aber die meisten Biologen zuvor ihre Schwierigkeiten mit der Akzeptanz dieser Ansicht, weil sie nicht auf die Allometrie des Individualitätskonzepts achteten. Unter Allometrie der Individualität verstehen GOULD und LLOYD, dass die Individualität auf der genetischen, organismischen und Spezies-Ebene jeweils verschiedene Bedeutungen hat. Bei den biologischen Arten ist sowohl eine Außengrenze (boundedness) wie auch eine Integration zu beobachten; diese Qualitäten unterscheiden sich aber in vielfacher Hinsicht von denjenigen, die wir auf der organismischen Ebene beobachten. So hat zwar eine Spezies Grenzen, die sich aber keineswegs in Membranen oder Häuten widerspiegeln.

Ähnliche Unterschiede betreffen die Begriffe von Morphologie und Ontogenie. Die natürliche Allometrie der Individualität auf den verschiedenen hierarchischen Ebenen muss daher bei der Analyse der Spezies-Selektion genauestens berücksichtigt werden.

Die zweite Frage nach den Anpassungen auf der Ebene der Spezies-Interaktoren wird im Gegensatz dazu mit „nicht immer" beantwortet. Anpassung auf der Ebene der Spezies kann durch die Summe der Anpassungen auf der organismischen Ebene erfolgen, kann aber auch durch die neue konstruktive Veränderungen (enginee-

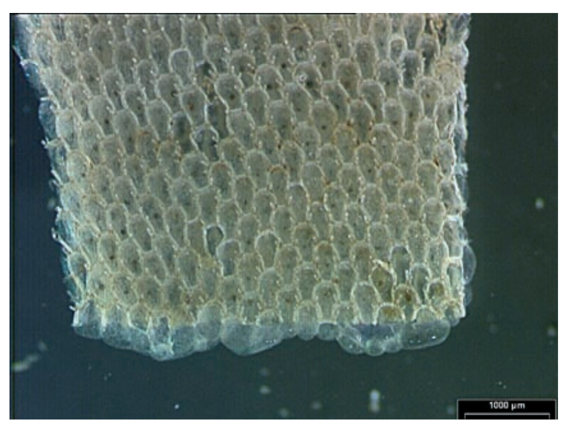


Abb. 7: *Flustra foliacea*: eine experimentell beschnittene Kolonie zeigt sogleich eine randliche regenerative Knospung neuer Zooide. Diese neuen Zooide bilden sich interessanterweise auch an solchen Stellen, wo aufgrund der Besonderheiten der Versuchsapparatur kein Wasser mit Nahrungspartikeln Zutritt hat. Die Kolonie ist also durchaus in der Lage, Einzelwesen zu unterhalten, die nichts zur Ernährung des Gesamtstockes beitragen können.



Abb. 8: Epifauna: Zwei Bryozoenarten der Gattungen *Crisia* und *Disporella*, die auf *Flustra foliacea* siedeln. Die enorme Vielfalt an strauchförmigen und flächigen Wuchsformen, welche dieser Tierstamm auszubilden vermag, stand als Kunstform der Natur (HAECKEL) bei diversen Jugendstil-Dekors Pate.



Abb. 9: Bryozoen (*Flustra foliacea*) und Hydrozoen auf engstem Raum: zwei Kolonien, ein Leistungsgefüge. Die Hydrozoen profitieren vom Partikelstrom, welche die Bryozoe für den Nahrungserwerb erzeugt, und sorgen ihrerseits mit ihren Nesselkapseln für einen gewissen Schutz gegen Freßfeinde.

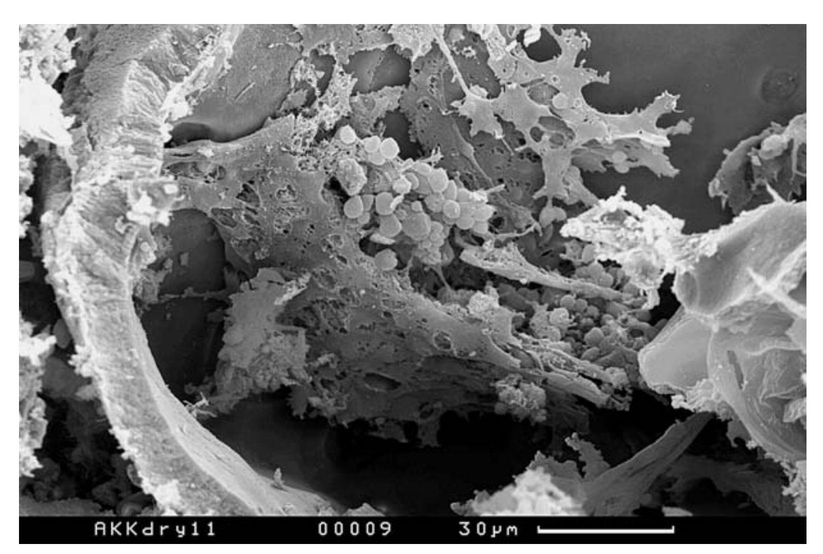


Abb. 10: Bryozoen beherbergen einen vielfältigen mikrobiellen Garten. Das Beispiel zeigt winzige kugelige Strukturen im Coelom-Bereich von *Schizomavella auriculata* (HASSALL 1842) aus Akkeshi, Hokkaido, Japan. Aufgrund der Größe (ca. 3 μm Durchmesser) und des sphaerischen Umrisses können die Strukturen als Hefezellen interpretiert werden.

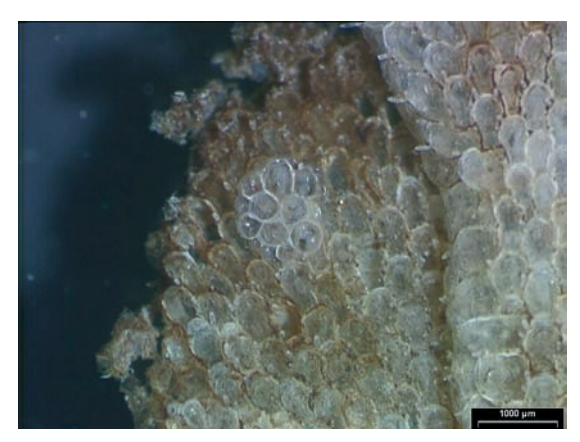


Abb. 11: Eine junge Kolonie von *Flustra foliacea*, die auf der Mutterkolonie gesiedelt hat. Später werden die beiden Kolonien einen einheitlichen Wuchsverbund bilden. Gleiche Strukturen bilden sich auch beim regenerativen Selbstüberwachsen einer Kolonie. Dies ist ein weiterer Beleg dessen, dass eine Grenzziehung zwischen den biologischen Hierarchien von Population und Kolonie mitunter unmöglich sein kann.

ring adaptations) auf der Spezies-Ebene zustande kommen. Wichtig dabei ist, die „Allometrie" der Individualität auf verschiedenen Ebenen im Auge zu behalten. Damit wird ein Kompromiss erreicht: die Idee der Spezies als Individuum sollte nicht aus dem Grund abgelehnt werden, dass die Individualität auf der Spezies-Ebene eine evidente Besonderheit hat.

Als Resümee bleibt festzuhalten, dass die in den 70er Jahren entstandene Hypothese der Spezies als Individuum eine signifikante Evolution erfährt und ihren „Stammkundenplatz" am Diskussionstisch der theoretischen Biologie erobert hat.

Die Überwindung von Grenzen

Die Hypothese der Spezies-Individualität hat viele Einwände provoziert. Die meisten sind damit verbunden, dass das Integrationsniveau einer Spezies nicht mit dem Integrationsniveau eines Organismus verglichen werden kann. So behauptet KITCHER, dass ein Organismus durch die Desintegration seiner Zellen zerstört werde (KITCHER 1989). Im Gegensatz dazu könnten Organismen, die ja eine Spezies zusammensetzen, leicht voneinander separiert werden, was aber auf die Existenz der Spezies als solche kaum Auswirkungen habe. Den Einwand von KITCHER kann indessen jeder Ökologe widerlegen, da eine Spezies nur in einem bestimmten Habitat und sozialer Struktur existieren kann. Die voneinander isolierten Organismen einer Art werden daher nicht lange fortbestehen können oder aber es kommt unter bestimmten Bedingungen zur Entwicklung neuer Arten durch räumliche Isolation (allopatrische Artbildung).

Es ist äußerst schwierig, eine eindeutige Grenze zwischen den Organismen und höheren hierarchischen Ebenen festzulegen. Die Unterschiede erscheinen uns daher eher graduell und nicht qualitativ. Bei Koloniebildnern erweist sich besonders deutlich, dass das althergebrachte Schubladendenken nicht greift.

Bryozoen gelten als eine ideale Gruppe, um über Evolutionsfragen zu arbeiten. Als einziger ausschließlich klonal vorkommender Tierstamm scheiden Bryozoen in der Mehrzahl ihrer Arten ein Kalkskelett ab. Dieses zeigt eine große Fülle an morphologischen Merkmalen sowohl bei den meistens weniger als einen Millimeter großen Einzelwesen (Zooiden) als auch bei den gesamten Kolonien (Zoarien). Lebensprozesse aller Art dokumentieren sich in Strukturen des Skelettes (MCKINNEY & JACKSON 1989, SCHOLZ 2000). Insbesondere können Veränderungen im Einwirken von Umweltfaktoren in einer Weise überliefert werden, dass sich die Lebensgeschichte einer Kolonie in ihren aufeinanderfolgenden Zooidgenerationen wie in einer Abfolge von Buchstaben eines Textes zu einer individuellen Geschichte zusammenfügt.

GOULD hat angenommen, dass die paläontologischen Urkunden eine grundsätzliche Limitierung ihres Informationsgehaltes dadurch erfahren, dass einige Prozesse nicht fossilisierbar seien (GOULD 1995). Dieses Postulat ist für das Wachstum fossiler Bryozoenkolonien sicher nicht zutreffend. Für den rezent-fossilen Vergleich der Bryozoen eröffnet sich hierdurch ein beträchtliches und noch keineswegs ausgeschöpftes Potential. Nicht von ungefähr gelten Bryozoen in der geologischen Literatur seit jeher als exzellente Faziesfossilien (VOIGT 1930). In neuerer Zeit wurden fossile (tertiäre) Bryozoen zu einem Paradebeispiel der Abstammungs-

lehre, indem sie die Entwicklung der sogenannten „Punctuated Equilibrium"-Theorie ganz entscheidend befruchtet haben (JACKSON & CHEETHAM 1994).

Auch für Fragen der biologischen Individualitätsforschung haben Bryozoen einige Antworten parat. So sind manche Kolonien kaum schwächer als einige „paradigmatische" Organismen integriert: MCKINNEY & JACKSON haben Beispiele bei Kolonien karibischer Riff-Bryozoenarten gefunden, deren Lebenszyklus vollkommen demjenigen von Einzelorganismen gleicht (MCKINNEY & JACKSON 1989). Andere Kolonietypen sind erheblich schlechter integriert. Die funktionellen Attribute der Kolonie sowie das Knospungsmuster werden hier wesentlich durch das biologische Potential der sie aufbauenden Zooide bestimmt. Allein bei flächig wachsenden, laminaren Bryozoen lassen sich auf diese Weise vier morphologisch leicht kenntliche Strukturtypen unterscheiden, die durch unterschiedliche Integrationsmodi definiert werden (SCHOLZ 2000, KASELOWSKI et al. 2005). Das Aufeinandertreffen hoch integrierter und niedrig integrierter Kolonien ist in Abbildung 1 illustriert.

Außerdem verschwimmen die Grenzen zwischen Populationen und Kolonien. Dies kann dadurch geschehen, dass die planktonischen Larven der Bryozoe auf ihrer Mutterkolonie siedeln, wo sie quasi einwachsen, oder dass einander benachbarte Kolonien der gleichen Art miteinander verschmelzen (Abb. 6). In beiden Fällen ist es unmöglich, zwischen den hierarchischen Ebenen einer Kolonie und einer Population zu unterscheiden.

Nicht nur die Grenze zwischen Population und Kolonie innerhalb einer Art, sondern auch kontinuierliche räumliche Übergänge zwischen ganz unterschiedlichen Arten werden immer wieder beobachtet. In terrestrischen Lebensräumen stammen klassische Beispiele aus der Assoziation von Pflanzen und bestimmten Pilzen (Mykorhizza), die bekanntlich Nährstoffe auch zwischen unterschiedlichen Baumarten transportieren. Ein Versuch, darauf aufzubauen und die Lebewelt an Land als eine mehr oder minder einheitliche, kontinuierliche Flüssigkeit zu definieren, wurde als „Hypersea"-Theorie publik (MCMENAMIN & MCMENAMIN 1994).

Im marinen Bereich könnte man an analoge Vorgänge bei der sogenannten Photosymbiose denken. Heute finden sich wenigstens 250 Arten von Tieren und Protozoen, die mit einem photoautotrophen Mikroorganismus in Symbiose leben (HINDE 1988). Photosymbionten, deren Präsenz in der Regel die Verkalkungsrate beträchtlich erhöht und daher für Riffbildner typisch sind, finden sich bei Cnidariern, Schwämmen, Mollusken, Platyhelminthen und Tunicaten. Der photoautotrophe Partner besteht meistens aus Dinoflagellaten, Diatomeen oder Cyanobakterien (ROSS 1979). Derartige Gemeinschaften verschiedener Organismen weisen häufig eine so vollkommene Integration auf, dass sie nach der Definition von KITCHER durchaus als Organismen bezeichnet werden könnten.

Die Abwesenheit klarer Grenzen ist nicht nur für Gegner des Spezies-als-Individuen-Konzeptes problematisch. Sie bereitet in erste Linie Probleme für die Anhänger der Theorie selbst. Ihre Argumente drehen sich mitunter im Kreis. Wie kann zwischen der „paradigmatisch-organismischen" und „kolonialen" Ebene in der wissenschaftlichen Praxis unterschieden werden, wenn Unterscheidungskriterien nicht zur Verfügung stehen? Diese Situation führt darüber hinaus zur Vermengung der Begriffe „Individualität" und „Individuum" sowie zu Versuchen, die absoluten Kriterien für die Definition eines Individuums aufzuspüren. Dies ist indessen unmöglich, da es keine absoluten Individuen gibt. Es gibt verschiedene Formen der Individualität, wie GOULD zu Recht betonte (GOULD 2002). Sie sind bei sexuell oder nicht sexuell fortpflanzenden Biosystemen sehr unterschiedlich und werden bei Koloniebildnern allein schon durch die Vielzahl an Fortpflanzungsmodi (WASSON & NEWBERRY 1997) hochgradig komplex.

Es ist daher kein Zufall, dass zwei der Begründer der synthetischen Evolutionstheorie (E. Mayr und T. Dobzhansky) der Meinung waren, dass streng asexuelle Organismen keine Spezies bilden können (man spricht in dem Fall von Ökotypen). Es gibt jedoch auch Stufen der Individualität, die verschiedenen Biosystemen, etwa Organismen in verschiedenen Phasen ihrer Entwicklung oder Populationen, zugeordnet werden können. Wir sind der Meinung, dass man auf die Suche nach absoluten Kriterien eines „Individuums" (gleichwohl ob paradigmatisch oder analogisch definiert) oder „Organismus" verzichten sollte.

Die Entwicklung einer universellen Individualitätstheorie, die auf jedes beliebige Biosystem anwendbar sein sollte und gegen verschiedene Individualitätsgrade der jeweiligen Biosysteme empfindlich wäre, ist zwingend erforderlich. Es wäre gewissermaßen eine „Relativitätstheorie" der Individualität, da man keine absoluten Individuen mehr hätte, sondern Biosysteme, die sich in Beziehungen zueinander manifestieren und dabei mehr oder weniger individuell betrachtet werden sollten. Die Universalität bedeutet nicht, dass eine solche Theorie allein am Schreibtisch entstehen kann und soll. Ganz im Gegenteil erscheint umfangreiche sowohl empirische als auch theoretische Arbeit geboten, um die anwendbaren Kriterien der Individualität auszuarbeiten. Auf den universellen Geltungsanspruch einer solchen Theorie kann dabei in keinem Falle verzichtet

werden. Wenn das Bewertungssystem der Individualität nicht universal ist und man entsprechend der Konzeption der Allometrie (siehe oben) für jede Individualitätsebene oder gar für Spezies ein eigenes Bewertungssystem zu schaffen hat (was heutzutage die Regel ist), nutzt es der biologischen Grundlagenforschung wenig. Man erhält dann keine Instrumente für eine Vergleichsanalyse.

Mit einer universellen Theorie wird auch die Frage „Spezies als Individuen?" neu gestellt werden können. Es wird dabei nicht gefragt werden, ob eine Spezies ein Individuum sei, sondern welchen Grad an Individualität eine beliebige Spezies hat, da verschiedene Spezies sehr wohl unterschiedliche Individualitätsgrade besitzen können.

Dann wird auch ein neues Licht auf das Problem der Selektionseinheiten fallen. Die Frage, ob eine Selektion auf der supraorganismischen Ebene stattfindet, kann nicht pauschal beantwortet werden. Wie unsere Beispiele zeigen, haben solche hierarchiebeschreibenden Begrifflichkeiten der modernen Biologie (Organismus, Kolonie, Population, Spezies, Gemeinschaft, Ökosystem, Biosphäre) keine absolute Bedeutung. Der Individualitätsgrad jedes konkreten Falles ist für die weiteren Bewertungen viel bedeutender als die a priori Diskussion, die sich auf diese traditionellen Begrifflichkeiten stützt.

Zusammenfassung

Die Definition biologischer Individualität ist bis heute eine wesentliche Aufgabe in der Evolutions- und Selektionstheorie geblieben: Die Frage, was denn eigentlich unter einem Individuum zu verstehen sei, kann noch nicht abschließend beantwortet werden. Verschiedene Biosysteme („Organismen") können nämlich ganz unterschiedliche Individualitätsgrade zeigen. Dies wird am Beispiel der Bryozoen illustriert. Diese Koloniebildner zeichnen sich unter anderem dadurch aus, dass bei bestimmten Formen die Kolonie stärker individualisiert sein kann als ein Einzelwesen. Je nach der untersuchten Gruppe kann sich bei Bryozoen die Individualität stärker auf der Kolonie- oder auf der Koloniemodul-(Zooid)Ebene bemerkbar machen. Dies ist wesentlich dafür, welche Entität schließlich als Interaktor in der Selektion in Erscheinung zu treten vermag. Bryozoen illustrieren außerdem, wie schwierig es werden kann, zwischen den biologischen Hierarchien der Organismen, Kolonien und Populationen eine Grenze zu ziehen.

Welcher Grad an Individualität definiert also ein Individuum – wo fängt es an, wo hört es auf? Eine universale Individualitätstheorie muss auf jedes beliebige Biosystem und alle Individualitätsgrade anzuwenden sein. In diesem Zusammenhang beteiligen wir uns an einer Diskussion, die von Mike GHISELIN und David HULL initiiert wurde. Sie basiert auf der Annahme, dass die Spezies als Individuum aufzufassen sei, und dass deren Exemplare nicht Beispiele dieser Spezies, sondern nur ihre Teile sind.

Danksagung

Wir bedanken uns bei Herrn Professor Shunsuke F. Mawatari (Hokkaido University, Sapporo), welcher uns die Vorlage für Abbildung 2 zur Verfügung stellte. Herr Jürgen Kaselowsky (Heidelberg) hat für uns die Abbildung 10, Herr Sven Tränkner (Frankfurt) die Abbildungen 1 und 6 angefertigt. Frau Brigitte Lotz (Frankfurt) war uns mit dem Manuskript behilflich.

Wir bedanken uns weiterhin bei der Deutschen Forschungsgemeinschaft (Projektförderungen: Ho 2143/5-2 „Evolution ohne Genetik – Alternativtheorien in der Evolutionsbiologie des 20. Jh." und GE 64/8-2 „Bryozoen – Mikrobenmatten") sowie bei dem Niedersächsischen Forschungsschwerpunkt Meeresbiotechnologie für die großzügige Unterstützung unserer Arbeiten. Die Senckenbergische Naturforschende Gesellschaft förderte im Jahre 2002 einen Forschungsaufenthalt des Erstautors am Naturmuseum Senckenberg in Frankfurt/Main.

Literatur

DAWKINS R. (1978): Replicator Selection and the Extended Phenotype. — Z. Tierpsychol. **47**: 61-76.

DAWKINS R. (1988): Auf welche Einheiten richtet sich die natürliche Selektion. — In: MEIER H. (Hrsg.), Die Herausforderung der Evolutionsbiologie. Serie Piper, München.

GHISELIN M.T. (1974): A radical solution to the species problem. — Syst. Zool. **23**: 536-544.

GHISELIN M.T. (1987): Species, concepts, individuality and objectivity. — Biol. Phil. **2**: 127-143.

GHISELIN M.T. (1997): Metaphysics and the Origin of Species. — State University of New York Press, New York.

GOULD S.J. & E. LLOYD (1999): Individuality and adaptation across levels of selection: How shall we name and generalize the unit of Darwinism? — Proceedings of the National Academy of Sciences **96** (21): 11904-11909.

GOULD S.J. (1995): A task for Paleobiology at the threshold of majority. — Paleobiology **21** (1): 1-14.

GOULD S.J. (2002): The Structure of Evolutionary Theory. — Harvard University Press, Cambridge (Mass).

HINDE R. (1988): Symbiotic nutrition and nutrition limitation. — Proceedings of the 6th International Coral Reef Symposium, Vol. **I**. Australia, Townsville: 199-204.

HULL D. (1976): Are species really individuals? — Syst. Zool. **25**: 174-191.

HULL D. (1977): The Ontological Status of Species as Evolutionary Units. — In: BUTTS R. & J. HINTIKKA (Hrsg.), Foundational Problems in Special Sciences. Reidel Publishing Company, Dordrecht: 91-102.

HULL D. (1978): A matter of individuality. — Philos. Sci. **45**: 335-360.

HULL D. (1980): Individuality and Selection. — Ann. Rev. Ecol. Syst. **11**: 311-332.

JACKSON J.B.C. & A.H. CHEETHAM (1994): Phylogeny reconstruction and the tempo of speciation in cheilostome Bryozoa. — Paleobiology **20**(4): 407-423.

JUNKER T. & U. HOßFELD (2001): Die Entdeckung der Evolution. — WBG, Darmstadt.

KASELOWSKY J., SCHOLZ J., MAWATARI S. F., PROBERT K., GERDES G., KADAGIES N. & G. HILLMER (2005): Bryozoans and Microbial Communities of Cool-Temperate and Subtropical Latitudes – Paleoecological Implications. I. Growth morphologies of shallow-water bryozoans settling on bivalve shells (Japan and New Zealand). — FACIES **50**. Berlin, Heidelberg (Springer): 349-361.

KITCHER P. (1989): Some Puzzles about Spezies. — In: RUSE M. (Hrsg.), What the Philosophy of Biology Is. Kluwer Acad. Pub., Dordrecht: 183-208.

LEVIT G.S. & W.E. KRUMBEIN (2001): Eine vergessene Seite der Ökologiegeschichte: die Biosphäre als Morphoprozess in der Theorie von V. N. Beklemishev (1890-1962). — Verhandlungen zur Geschichte und Theorie der Biologie **7**: 199-214.

LEVIT G.S. & W.E. KRUMBEIN (2006, im Druck): Zur Diskussion der Symbiogenesetheorie unter sowjetischen Zoologen und Biologietheoretikern der ersten Hälfte des 20 Jh. — In: GEUS A. & E. HÖXTERMANN (Hrsg.), Evolution durch Kooperation – Zur Entstehung der Endosymbiose-Theorie in der Zellbiologie. Reprints und Kommentare. Basilisken-Presse, Marburg an der Lahn.

MAHNER M. (2005): Biologische Klassifikation und Artbegriff. — In: KROHS U. & G. TOEPFER (Hrsg.), Philosophie der Biologie. Suhrkamp, Frankfurt am Main.

MCKINNEY F.K. & J.B.C. JACKSON (1989): Bryozoan Evolution. — Special Topics in Paleontology **2**. Boston, London, Sydney, Wellington (Unwin Hyman): 1-238.

MCMENAMIN M.A.S. & D.L.S. MCMENAMIN (1994): Hypersea: Life on Land. — Columbia University Press, New York.

ROSS C.A. (1979): Ecology of Large, Shallow-Water, Tropical Foraminifera. — Foraminiferal Ecology and Paleoecology, SEPM Short Course, Houston, Texas, No. **6**:. Society of Economic Paleontologists & Mineralogists 54-61.

SCHOLZ J. (2000): Eine Feldtheorie der Bryozoen, Mikrobenmatten und Sedimentoberflächen. — Abhandlungen der Senckenbergischen Naturforschenden Gesellschaft **552**: 1-193.

VOIGT E. (1930): Morphologische und stratigraphische Untersuchungen über die Bryozoenfauna der oberen Kreide. I. Teil. Die cheilostomen Bryozoen der jüngeren Oberkreide in Nordwestdeutschland, im Baltikum und in Holland. — Leopoldina. Berichte der kaiserlich leopoldinischen deutschen Akademie der Naturforscher zu Halle. Walther-Festschrift. Leipzig (Verlag von Quelle & Meyer): 380-579.

WASSON K. & A.T. NEWBERRY (1997): Modular Animals: Gonochoric, hermaphroditic, or both at once? — Invertebrate Reproduction and Development. **31**: 159-175.

Anschrift der Verfasser:

Dr. Georgy S. LEVIT
Ernst-Haeckel-Haus
Institut für Geschichte der Medizin, Naturwissenschaft und Technik
Friedrich-Schiller-Universität Jena
Berggasse 7
07745 Jena
Germany
E-Mail: georg.levit@uni-jena.de

Dr. Joachim SCHOLZ
Sektion Marine Evertebraten III
Forschungsinstitut Senckenberg
Senckenberganlage 25
60325 Frankfurt am Main
Germany
E-Mail: joachim.scholz@senckenberg.de

Dr. Jens KAHLE und Prof. Dr. Gerd LIEBEZEIT
Forschungszentrum Terramare
Schleusenstraße 1
26382 Wilhelmshaven
Germany
E-Mail: jens.kahle@terramare.de
gerd.liebezeit@terramare.de